植 物 分 类 学 报 32 (1): 1—31 (1994)
Acta Phytotaxonomica Sinica

桦木科植物的系统发育和地理分布*

陈之端
(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室，北京 100093)

PHYLOGENY AND PHYTOGEOGRAPHY OF THE BETULACEAE

Chen Zhi-duan
(Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, & Herbarium, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

Abstract In the present thesis, a detailed review of the literature was given on the Betulaceae. Some new data was provided based on the author's studies in order to analyze various characters, such as inflorescence, flower, pollen and leaf epidermis, among the genera treated. The polarity of the characters was determined according to the criteria of outgroup comparison and compatibility analysis. A cladistic analysis was made using the methods of Maximal Same Steps and Minimal Parallel Evolution developed by Xu (1993). The generic distributions in both modern and fossil times were outlined, and their distribution center, place and time of origin and the way of dispersal were discussed. An attempt was made to discuss early differentiation, geographical radiation and morphological evolution of the family on the background of paleogeography and paleoclimatology, tracing back as far as the Late Cretaceous and Early Tertiary. Finally, supraspecific taxa, from section to tribe, were systematically arranged.

Cladistic analyses: Based on the material of the Betulaceae in PE and the literature of the families concerned, an original character matrix consisted of 22 characters, and the polarity of these characters was assigned using the Fagaceae and Nothofagaceae as outgroups. The resulted data matrix was analyzed using a compatibility program. As a result, there were seven characters in the data matrix with CN>0.2. Three of them were retained after

---

* 国家自然科学基金青年基金资助课题。
1993-02-15 收稿。

revising character states, and the other four were excluded because they were still incompatible after transposing the character polarity or revising the character states. Finally, a bata matrix composed of 18 characters was obtained. This matrix was examined by the compatibility program, and the values of KN and CN of all characters were zero. The data matrix was analyzed using the methods of Maximal Same Steps and Minimal Parallel Evolution, and the two methods resulted in the same cladogram. 19 steps were used by the cladogram and also were the minimal steps of the matrix. Based on the cladistic analysis, *Alnus* may be an earliest branch from pre-Betulaceae, it almost retains all primitive characters of the ancestor; *Betula* is closely related to *Alnus*, but does not seem to be its sister taxon; *Corylus* is a transition from primitive to advanced taxa in the Betulaceae; *Ostryopsis* is a clade occurring in the evolutionary course from *Corylus* to *Carpinus* and *Ostrya*; *Ostrya* and *Carpinus* are sister taxa and the most advanced in the Betulaceae.

Geographical distribution: Based on the data of classical taxonomy, phylogeny and paleobotany, the fossil and modern distribution maps of genera were made, and the geographical distribution of Betulaceae was discussed. The main points concluded were as follows:

According to Takhtajan's (1986) regionalization of the world flora, Eastern Asiatic Region, with 6 genera, 13 sections and 77 species, is the first distribution centre of the Betulaceae. North American Atlantic Region, with 5 genera, 8 sections and 20 species, is the second distribution centre. Circumboreal Region, with 5 genera, 8 sections and 35 species, is the important differentiation area. In China, according to Wu's (1979) regionalization of Chinese flora, Sino-Japanese forest subkingdom and Sino-Himalayan forest subkingdom rank first and second respectively in the number of species, sections and genera. If we take Sichuan Province as a centre and put its contiguous provinces (or regions) together, the area is situated in the centre of China, with 6 genera and 52 species, and possesses 70.5 percent of all species of China. It is the distribution centre of the Betulaceae in China.

Stephanoporate pollen (*Alnipollenites*) with arci diagnostic of the genus *Alnus* first appeared during the Santonian in Japan. Subsequently during the Maestrichtian and Paleocene, pollen of this type and another, *Paraalnipollenites* (with 3-pores and slight arci), became abundant in higher latitudes of the Northern Hemisphere. Probable leaves of *Alnus* were also known from the latest Cretaceous, and diagnostic infructescences were recorded from the Paleocene in Eurasia and North America. Triporate pollen with arci assigned to *Betulaepollenites* first appeared during the Campanian in Japan; *Betulaceoipollenites* lacking arci first appeared during Maestrichtian in Inner Mongolia, China. These two types of pollen are similar to that of the extant genus *Betula*. *Betula leopoldae* was known from leaves, staminate inflorescences, infructescences and fruits from the middle Eocene of British Columbia, Canada. The earlist records of *Corylus* were based on fossil fruits during the Paleocene in Europe and North America; the extinct genus *Paleocarpinus* was similar to *Corylus* and its leaves, infructescences and staminate inflorescences were found during the Paleocene and

Eocene. In addition to *Corylus*, *Momipites* first found in China during the Maestrichtian and the pollen species *Triporopollenites mullensis* first found in Scotland during the Paleocene were assigned to the *Corylus* plant complex. Based on diagnostic involucres, *Carpinus* was first recorded in the Late Eocene and *Ostrya* in the Early Oligocene.

On the basis of the fossil evidence and modern distributions, the author considers central China with the centre in Sichuan Province as the area of origin and early differentiation of the Betulaceae. The earliest plants of the Betulaceae may live in the Santonian of Late Cretaceous. *Alnus*, *Betula* and *Corylus* Probably appeared by the latest Cretaceous or Paleocene, and no later than middle Eocene. By the *Oligocene*, every genus of the extant Betulaceae, except *Ostryopsis*, might be widely distributed in the Northern Hemisphere.

Evolutionary analyses: The paleogeography and paleoenvironment of the Late Cretaceous and Early Tertiary, where the origin and early differentiation of the Betulaceae took place had four features: (1) the tectonic history was relatively stable; (2) climate was relatively quiescent, and the zonal circulation was the fundamental component of atmospheric circulation on the earth; (3) dinosaurs were extinct, and mammals became important as dispersal agents of plants; (4) wind and insect pollinated angiosperms co-dominated the world flora. Probably, the Betulaceae originated on the background described above and *Alnus* Sect. Clethropsis and Sect. Alnus first differentiated from pre-Betulaceae. Subsequently, they might have migrated slowly to Europe and probably reached there during the Paleocene. On the other hand, early betulaceous plants might diperse to northeastern China and then towards northernmost Asia. It is possible that during the latest Cretaceous or Paleocene, these plants arrived in North America through the Bering land bridge. The plants of the Betulaceae migrating from western North America and from Europe through two land bridges which probably appeared during the Paleocene and Early Eocene might have converged to form the second differentiation center in eastern North America during the Eocene. In the course of dispersal to Europe and North America, *Alnus*, *Betula* and *Corylus* seem to have undergone the greatest diversification. But in *Ostryopsis*, *Carpinus* and *Ostrya* probably the greatest diversification began from the Oligocene when the climate was deteriorating around the globe. Their migration to the south might begin at this time with other betulaceous plants. It seems that the migration of *Alnus* to Kalimantan Island, south of China, happened during the Oligocene, and *Alnus*, *Carpinus* and *Ostrya* to Mexico and Central America during the Miocene. The glacial epoch of Quaternary accelerated the dispersal of the plants to the south. By the end of the Pleistocene, *Alnus* might arrive in Africa and South America, and *Alnus* and *Carpinus* in Taiwan.

The plants of the Betulaceae underwent a series of morphological evolution by the environmental selection. These were concluded as 34 evolutionary trends in the paper. From the trends, the author treated 11 characters as rather primitive, most of which might be found in the ancestor of the Betulaceae.

(1) winter bud naked and stipitate.

(2) stomatal apparatus cyclocytic or anomocytic.

(3) wood possessed tracheids, and vessel had spiral thickening and scalariform perforation.

(4) male and female catkins gathered to form a large paniclelike cluster with male upper and female lower

(5) male and female flowers occurred in the same catkin.

(6) male catkins had a stalk and naked in winter.

(7) cymule consisted of more flowers and bracts.

(8) flower bisexual, perianth present and carpels 3.

(9) anther sacs joined and filaments not divided longitudinally.

(10) pollen had 4—5 vestibuled pores ; its thicker exine with arci protruded in aperture region.

(11) smaller fruits had a wing.

Finally, the author proposes that the Betulaceae share a common ancestor with the Fagaceae rather than originated from their extant members. The ancestor may be related to the Normapolles pollen plant complex. But it is hard to give a definite answer whether or not the Normapolles pollen plant complex is the link between Hamamelidales and Fagales.

Systematic treatments: The Betulaceae seem to be monophyletic. They were divided here into three tribes mainly according to the cladistic analysis. In addition, four subtribes and 13 sections in six genera were recognized. Systematic arrangements are as follows:

Betulaceae S. F. Gray

Trib. 1. Betuleae
  Subtrib. 1. Alninae Z. D. Chen subtrib. nov.
    Alnus Mill.
      Sect. 1. Clethropsis (Spach) Endl.
      Sect. 2. Alnus
      Sect. 3. Cremastogyne H. Winkl.
      Sect. 4. Alnobetula W. D. Koch
  Subtrib. 2. Betulinae
    Betula L.
      Sect. 1. Betulaster (Spach) Regel
      Sect. 2. Betula
      Sect. 3. Costatae Regel
      Sect. 4. Chinenses (Nakai) Z. D. Chen comb. et stat. nov.
      Sect. 5. Humiles W. D. Koch

Trib. 2. Coryleae Ascherson
    Corylus L.
      Sect. 1. Acanthochlamys Spach
      Sect. 2. Corylus

Trib. 3. Carpineae A. DC.
  Subtrib. 1. Ostryopsinae Z. D. Chen subtrib. nov.
    Ostryopsis Dence.
  Subtrib. 2. Carpininae
    Ostrya Scop.
    Carpinus L.
      Sect. 1. Distegocarpus (Sieb. et Zucc.) Sarg.
      Sect. 2. Carpinus

Key words Betulaceae; Cladistic analysis; Distribution; Evolution; Systematic treatment.

摘要 本文对桦木科植物的研究历史作了详细的总结。在钻研文献的基础上，补充了部分系统学资料，使得花序、花、花粉、叶表皮等各类性状能够在属间进行比较。根据外类群比较、和谐性分析等原则确定了性状的演化极性，利用最大同步法和最小平行演化法对桦木科植物进行了分支分析。对各属的现代分布和地史分布作了描述，在此基础上，讨论了桦木科植物的分布中心、起源地、起源的时间和散布的途径。作者试图回到遥远的晚白垩纪和早第三纪，从描绘桦木科植物起源和早期分化的古地理和古气候背景入手，分析了在这种背景下桦木科植物所发生的空间辐射以及植物体本身所产生的形态进化，以求得对桦木科植物起源、散布和分化作出比较合理的解释。最后对桦木科组以上的等级作了分类处理。

关键词 桦木科；分支分析；地理分布；进化；系统学处理

研 究 历 史

桦木科 Betulaceae 植物共有 130 种，包括在六个界限分明的属里，即桤木属 *Alnus*、桦木属 *Betula*、榛属 *Corylus*、虎榛子属 *Ostryopsis*、鹅耳枥属 *Carpinus* 和铁木属 *Ostrya*。该科植物主要分布在北半球温带地区，但从墨西哥向南通过中美洲直到阿根廷北部也有分布。

林奈及其之后的最早期的一些自然分类学者把桦木科植物和栎树、柳树及其它柔荑花序类植物都放在一个大的分类群里［如 Adanson（1763）的“Castaneae”，Linnaeus（1753）的“Monoecia”和 Jussieu（1789）的“Amentaceae”］。桦木科（“Betulideae”）一词最早由 S. F. Gray 在 1821 年提出，当时桦木科包括了桤木属、桦木属、榛属、鹅耳枥属、铁木属等五个属。相继的比较重要的工作（如 De Candolle，1864；Regel，1861，1868；Spach，1841，1842 a—c）则把桦木科植物作为两个科处理，即桦木科和榛科。De Candolle 在他的榛科专著里，又进一步将榛科分成二个族：榛族和鹅耳枥族。1873 年，虎榛子属 *Ostryopsis* 建立，但直到 1889 年，才由 Prantl（1894）将所有的桦木科植物（包括六属）放在一个科——桦木科 Betulaceae 里，科下分两族：榛族和桦木族。Prantl 的系统被 Winkler（1904）采用；Koehne（1893）也支持这种排列，但把族上升到亚科的等级，这一处理被许多现代的学者接受，如 Furlow（1990）、Jury（1978）、Rendle（1925）、Takhtajan（1980）、Thorne（1983）。Bentham 和 Hooke（1883）将桦木科和壳斗科合并为一个科（Cupuliferae），是因为受了早期一些形态解剖学家的影响，认为壳斗科的壳斗和桦木科的果苞均为叶性器官（参见 Abbe，1974，第 193 页），此观点未被后继学者接受。桦木科有时仍被分成两个科——桦科和榛科；Kuprianova（1963，1965）甚至又进一步将榛科分成榛科和鹅耳枥科。尤其在欧洲，两个科的处理被很多作者采用，其中包括 Dahlgren（1975，1980，1983）和 Hutchinson（1967）；另外，在美国有 Mohlenbrock 和 Thomson（1987）、Rehder（1940）和 Small（1903）。承认这种处理的多数学者都相信两者的雄花序有着根本不同：桦科的小聚伞花序由 3 朵花组成，每一个苞片上着生 1—6 枚雄蕊；而榛科的小聚伞花序仅包括 1 朵花，每个苞片上着生多枚雄蕊。但是花的形态学研究（Abbe 1935）说明上述差异是不存在的。现代的大多数学者（如 Cronquist，1981，1988；Melchior，1964；Takhtajan，1969，1980；Thorne，1968，1973，1983）都接受 Prantl 的广义桦木科概念，并且凡接受广义桦木科概念的人都支持将桦木科 Betulaceae 作为科名保留，而不用榛科 Corylaceae。

关于桦木科的系统位置仍有很多争论，部分原因是尚没有获得这类植物祖先清晰的化

石记录。恩格勒学派追随早期的学者（如 Jussieu）认为桦木科和其它柔荑花序类在双子叶植物中是最原始的（Stern，1973）。Bessey 走向另一个极端，桦木科被置于无患子目 Sapindales 里，从而处在一个异常高的演化水平上。Cronquist（1981，1988）、Melchior（1964）、Takhtajan（1980）和 Thorne（1973，1983）都把桦木科放在壳斗目里，和柔荑花序类植物的其它目一起共同处在一个比木兰类高而比蔷薇类低的演化水平上，并把金缕梅目作为它们的直接祖先。Dahlgren 在其早期的工作中（1975）也采取了与 Cronquist 等人类似的处理，但在他后来的系统里（R. Dahlgren，1980，1983；G. Dahlgren，1989），却把壳斗目和胡桃目、虎耳草目以及蔷薇目共同放在蔷薇超目 Rosiflorae 里，Meeuse（1975a—c）坚持被子植物多元起源，认为柔荑花序类植物（包括桦木科）不会来源于花十分发达的木兰类植物，它们在有花植物中有着一条独立的演化路线，但此观点没有得到多数人的支持。

关于属间关系，至今仍然存在着重大分歧。多数学者支持桦木科植物祖先的花序是由许多二歧聚伞花序组成的复合花序，在此前提下，桦木族在桦木科中最原始。在桦木族里，传统上桦木属排在桤木属之前（如 Bentham，Hooker，1883；Komarov，1936；Prantl，1894；Regel，1868；Spach，1841；Winkler，1904）；但是现代学者认为桦木属要比桤木属特化（Furlow，1979，1983，1990；Hall，1952；Kikuzawa，1982；Takhtajan，1969，1980）。其它四属在系统关系上更加混乱，所有可能的排列在文献中均可见到：Winkler（1904）认为虎榛子属最原始，铁木属和鹅耳枥属次之，榛属最进化；Bentham 和 Hoooker（1883）、Hutchinson（1967）认为鹅耳枥属最原始，依次为虎榛子属、铁木属和榛属；Hall（1952）和 Kikuzawa（1982）分别根据木材解剖和生态学特征，提出榛属最原始，鹅耳枥属最进化；Hjelmqvist（1948）根据花序和花的形态、Hardin 和 Bell（1986）根据叶表皮的毛状体形态提出鹅耳枥属最原始，榛属最进化；Furlow（1983）利用不同类型的性状进行了初步的分支分析，得出的结论是鹅耳枥属最原始，依次为铁木属、虎榛子属和榛属；Crane（1989）利用少数性状（8个）进行了分支分析，认为榛属最原始，依次为虎榛子属、鹅耳枥属和铁木属。很显然，桦木科的属间关系尚需进一步的研究，结论的可信度取决于对性状分析的深入程度。

二十世纪上半叶，是桦木科植物研究的辉煌时期。首先是 Winkler（1904）的桦木科专著出版，接着各地方的编志工作纷纷开展（如北美、西欧、苏联和日本等）；并与各个学科的专门研究（如形态解剖学、胚胎学和细胞学）相配合，其间的许多研究成果，如花序和花的形态学、木材解剖学和细胞学在今天仍有很高的参考价值。至今桦木科的地方性植物志差不多出齐，在叶表皮的形态、木材解剖、花序和花的形态、花粉形态、部分属的胚胎学特征、染色体数目、血清学、古植物学和生态学方面都有了不少的著述。

Metcalfe 和 Chalk（1950）研究了桦木科植物营养器官的一般特征。该科所有属的叶子下表皮均具柔毛，在主脉和次级脉的汇合区毛较密集。Hardin 和 Bell（1986）发现桦木科的表皮毛有六种：针状毛、丝状毛、钩状毛、突锥状毛、具柄腺体和盾状鳞，其中前四种在全科（虎榛子属未观察除外）共有，具柄腺体除桦木属外均有，盾状鳞仅存在于桤木属和桦木属。桦木科表皮毛的大多数类型均见于壳斗科（Hardin，Johnson，1985；Jones，1986），是两科存在亲缘关系的一个证据。在桤木属和桦木属的叶子和枝条上，经常可以看到大的腺体（Furlow，1979），Dorman（1924）发现桤木属的这些腺体能产生高分子量的多萜类化

合物（见 Furlow，1990），Wollenweber（1975b）认为产物中还包括了类黄酮化合物。最近，陈之端和张志耘（1991）研究了桦木科植物的叶表皮特征，发现气孔器均分布在叶片的下表面，共有四种类型：无规则型、轮列型、不典型的辐射型和短平列型；叶表皮特征还证明了 Prantl 有关桦木科族的划分的合理性。

Abbe（1935，1938）和 Hjelmqvist（1948）根据花和花序的结构，Benson（1894）和 Hjelmqvist（1957，1960）根据胚胎学研究探讨了桦木科植物的起源和系统发育。在综合研究了全科花及花序的形态学和解剖学的基础上，Abbe（1935，1938，1974）提出桦木科植物的花序为复合的聚伞状圆锥花序，是由简化的包括 3 朵花的小聚伞花序单位组成，由于不同的苞片、花和花器官的退化，形成了现存各属花序及花部形态的结构变异。他还认为：根据花被的着生位置和退化的维管束痕迹，桦木科均为下位子房，而且不同属的二心皮子房有着不同的起源方式，在桤木属、桦木属、榛属和虎榛子属二心皮子房是靠近三级苞片腹面的一个心皮消失之后形成的，而鹅耳枥属和铁木属所消失的心皮是在靠近次级苞片腹面的那一个，于是前者二个二心皮子房的定位方式为互成对角，而后者则相互平行。Hjelmqvist（1948）不同意后面的解释，他认为二心皮子房不同的定位方式可能与子房的扭曲有关。Abbe（1974）在他有关桦木科的第三篇文章里，综述了全部柔荑花序类植物的花的结构，并得出结论，指出桦木科是一个独立的演化类群，科内具有三条明显的演化路线。根据这三条演化线，他将桦木科划分为三个族：桦木族 Betuleae（包括桤木属和桦木属）、榛族 Coryleae（包括榛属和虎榛子属）和鹅耳枥族 Carpineae（包括鹅耳枥属和铁木属）。

在桦木科的不同属和不同的属下类群，复合的聚伞状圆锥花序常以独特的方式聚生在一起（Furlow，1979；Hjelmqvist，1948；Jäger，1980；Murai，1964）。Hjelmqvist 最先研究了科内各属花序的结构，接着 Jäger（1980）从发生学的角度探讨了桦木科花序的各种演化式样，虽然 Jäger 没有参考 Hjelmqvist 的工作，但两人得出的结论却是大同小异的。他们都提出：桦木科植物的祖先雌、雄花序共生，在雄花序的下部四周生长着雌性花序，上述情形至今尚可见于桤木属的蒙自桤木组和桤木组，只是在桤木组这种共生花序略有简化。Jäger 研究了现存桦木科各属所存在的不同的共生花序类型，并通过解释从新生枝条的易位到共生花序形成的整个过程来探讨不同的共生花序类型之间的演化关系，指出共生花序的演化趋势表现在：(1) 由合轴分枝到单轴分枝，(2) 花序在大小和数目上的缩减，(3) 雌花序的冬芽芽鳞数目的增多。他同时还认为上述表现是植物和气候相互适应的结果。

有关花粉学的研究起步于五十年代，随之文献越来越多（如坡克罗夫斯卡娅等，1950；Erdtman，1952；中科院北京植物所，1960；Takeoka，Stix，1963；Kuprianova，1965；Lieux，1980；Miyoshi，Ueyama，1981；Zavada，Dilcher，1986；陈之端，1991）。Kuprianova 根据花粉形态，主要是孔盖的存在成立了鹅耳枥科 Carpinaceae，包括虎榛子属、鹅耳枥属和铁木属，于是榛科仅含榛属，桦木科包括桤木属和桦木属。作者（1991）从系统发育的观点出发，利用光学显微镜、扫描电镜和透射电镜对桦木科植物的花粉形态和外壁的超微结构进行了综合研究，使得花粉性状能够在各属之间进行比较。结果表明：尽管桦木科植物的花粉可以划分为三种类型，但六属的花粉在萌发孔的排列、外壁纹饰、外壁层次方面极其相似，为广义的桦木科概念提供了合理性，而 Kuprianova 的观点则显得证据不足。

一般认为：桦木科植物的果实具有相似的结构，每个属只是为了适应风、水和动物不

同的传播方式而相应地有所变化。桤木属和桦木属具有小的、边缘带翅的坚果，它们可借助风力传播到很远的地方，在桤木属的个别种类果翅退化或消失，果实明显地适应水媒；鹅耳枥属和铁木属的果实也是借助风力传播，但辅助器官为扩展的果苞，而非果实本身的翅；榛属的果实进化到惊人的程度，果实大，靠动物传播（Stebbins，1971；Stone，1973）。

种子的内部结构在各属中也极其相似，被认为是被子植物中的进化类型（Martin，1946）。在桦木科所有的类群中子房内均有几个胚珠，但在绝大多数情况下，仅一个发育。在榛属、虎榛子属、鹅耳枥属和桤木属，几个胚囊同时发育，但仅有一个能发育成熟，而其它的则停留在二核或四核期并最终消失。由于在虎榛子属没有发现多孢原现象，因此，我们认为虽然都有多胚囊现象发生，但虎榛子属与榛属、鹅耳枥属及桤木属三属相比，多胚囊的来源不同，前者来源于四分体的非功能性大孢子，而在正常情况下，这些非功能的大孢子是不能发育成胚囊的；后三者的多胚囊现象是多孢原的结果（Chen，Lu，Pan，1990）。多胚囊现象还发现于壳斗科中（Benson，1894；Hjelmqvist，1948）。

研究桦木科木材的人较多，其中包括 Bailey，Forsaith（1920），Hall 和 Hoar。Bailey（1911）讨论了叠生射线在桦木科及其近缘科的存在，并提出一些性状的演化极性，其中包括多列射线由单列射线衍生而来。然而，Hoar（1916）却根据叠生射线的存在，说明了桦木科在双子叶植物中是非常原始的。Hall（1952）对桦木科木材解剖的比较研究说明了桦木科是非常自然的一个类群，他发现桤木属和桦木属与其它四属相比导管无螺旋加厚，亦不具单穿孔，因而是原始的；Hall 还提出真正的管胞也只存在于桤木属和桦木属。然而，Kasapligil（1964）、Yagmaie 和 Catling（1984）在鹅耳枥属和榛属的木材中也发现了管胞。

Brunner 和 Fairbrothers（1979）对桦木科进行了血清学研究，得出的结论是该科的六个属密切地结合在一起，因而必须作为一个科来处理。Petersen 和 Fairbrothers（1985）认为：根据血清反应，桦木科和壳斗科、杨梅科及胡桃科关系较近，而和漆树科、槭树科、桑科、木樨科以及蔷薇类植物关系疏远，除此之外，尚未发现有其它的化学证据也能够证明桦木科与其它的柔荑花序类植物之间具有密切的关系（Giannasi，1986；Mears，1973）。

桦木科的细胞学工作大都是在本世纪初报道的（如 Jaretzky，1930；Woodworth，1929a-b，1930a-b，1931）。染色体资料与科下族或亚科的划分不相一致（Raven，1975），桦木属和榛属的染色体基数为 X=14；鹅耳枥属、铁木属和虎榛子属为 X=8；桤木属，通常被认为基数为 X=14（Furlow，1979）；而 Chiba（1962）在桤木属发现了 X=7 的基数。Raven 认为 X=7 可能是壳斗目的原始基数。Woodworth（1931）和 Wanscher（1934）也曾推测桦木科的原始基数是 X=7。Bousquet 及其同事（1987）认为 *Alnus viridis* subsp. *crispa*（2n=28）既可以作为一个二倍体又可作为二倍化的自动四倍体；上述作者对 *A. incana* subsp. *rugosa* 的研究也有类似的结论（Bousquet et al.，1988）。另外一个关于基数 X=7 的间接证据来源于 Brown 和 Al-Dawoodie（1979）对于杂交桦（*Betula alba*）的减数分裂行为的观察，他们发现杂交桦 2n=42 实际上是一个六倍体。

桦木科是一个古老类群，最早的可辨认的化石是与桤木属有亲缘关系的花粉——桤木粉（*Alnipollenites*），开始见于日本晚白垩纪桑托期（Miki，1977；Takahashi，1974）。至古新世和始新世，该科植物的花粉、叶、果序和果实的化石在欧亚大陆和北美的地层中就非常的多见了（如宋之琛等，1981；陶君容等，1981；Crane，1989；Muller，1981），而且在

古新世时，分布的北限就已达到了格陵兰岛、冰岛和斯匹次卑尔根岛（中科院北京植物所，南京古生物所，1978）。桦木科植物起源于劳亚古陆（Raven，Axelrod，1972），最早出现于晚白垩纪梅斯特里克蒂期（Crane，1989）。发现于北美西北部的较为可靠的化石证据证实，中始新世时，桦木属已经从桤木属分化出来（Crane，Stockey，1987）。

桦木科植物的祖先仍然是一个模糊的概念，直接的祖先至少在其它现存的科中难以找寻。根据花的结构，Abbe（1938）提出壳斗科最有可能是桦木科的祖先。然而，尽管这两个科有许多相似之处，但它们在雌花序和壳斗（果苞）方面却有明显的差异。Takhtajan（1969）认为桦木科和壳斗科可能有共同的祖先，而桦木科不可能直接来源于壳斗科。Hjelmqvist（1948）则不认为桦木科和壳斗科有如此直接的关系，而强调在花的集生方式，合点受精及其它特征上桦木科和胡桃科非常相似。尽管不可能由一方直接产生另一方，但是它们有可能来源于同一祖先，而沿着两条独立的路线演化。

Tippo（1938）最早提出桦木科由金缕梅类植物衍生而来。此观点得到一些现代学者的支持。Endress（1977）强调桦木科和壳斗科可能来源于类似于蜡瓣花属植物的祖先。Ehrendorfer（1983）认为金缕梅亚纲（包括金缕梅目和壳斗目）亦是双子叶植物的古老残遗类群，在被子植物演化的早期它们向风媒发展，从而伴随着花的简化。

Doyle（1969）提醒人们高等的金缕梅类植物（包括桦木科）的祖先有可能是正型粉类复合群的成员。正型粉类复合群以其花粉具有光滑、复杂的外壁和三个短的孔沟为特征，出现于白垩纪，至桑托期时最为繁盛，适应风媒传粉。现存桦木科植物的花粉与正型粉十分相似，而比金缕梅植物的花粉要进化得多(Hickey，Doyle，1977；Walker，Doyle，1975；Zavada，Dilcher，1986）。这使我们不得不接受"柔荑花序类的某些成员（如桦木科、杨梅科、胡桃科）的祖先是正型粉类复合群，而非金缕梅类植物"的观点。

叶化石证据得出了与上述观点相矛盾的看法。在榛属，基生侧脉向叶尖上升，第三次脉与侧脉垂直，第四次脉发育较好，与掌状脉尤为接近，这种脉序和蜡瓣花属非常相似，也见于一些壳斗科植物（Wolfe，1973），它可能代表了一种原始的脉序类型，说明了金缕梅亚纲不具小裂片的羽状脉序的叶子可能衍生于悬铃木类植物具小裂片和掌状脉的叶子；Wolfe同时指出带有锯齿的原始的胡桃科植物的叶子，不为严格的直行脉序，侧脉在未达到锯齿时先行分枝，这一特征在金缕梅亚纲的叶子上几乎不存在（但值得注意的是桤木属蒙自桤木组有与胡桃科相似的脉序）。因此，如果桦木科和胡桃科都来源于正型粉类复合群，那么就无法解释桦木科和金缕梅类植物在叶子脉序上的极大相似性。于是，Wolfe 指出了两种可能性：(1) 桦木科来源于金缕梅类植物，其花粉与正型粉的相似是趋同进化的结果；(2) 桦木科来源于正型粉类复合群，其叶子脉序与金缕梅目的相似是趋同进化的结果。

在上述讨论中，关于桦木科植物的起源提出了三种假设：(1) 祖先可能是壳斗科植物；(2) 祖先可能是类似于蜡瓣花属的金缕梅类植物；(3) 祖先可能是正型粉类复合群的成员。

尽管桦木科非常古老，但是它的演化水平既非太低，亦不很高。根据木材解剖，Hall（1952）发现相对于其它的木本被子植物科，桦木科处于演化的中间水平；Sporne（1949）根据花分化的程度，发现桦木科有 60%的性状是原始的，而分别和木兰科的 88%、壳斗科的 70%和金缕梅科的 46%相比较；Moseley（1973）利用同样的方法认为有 43%的花和营养器官的性状是原始的，而在其它的柔荑花序类植物中，变化幅度从 27%（榆科）到 64%（杨

梅科）。

桦木科最为明显的演化趋势表现在果实的散布方式（Crane，1989）和对寒冷气候的适应。适应特征包括灌木生活型、小型叶、雌花序和芽在冬季有真正的芽鳞包被等（Furlow，1979；Jäger，1980；Kikuzawa，1982）。

小结：根据以上分析，前人对桦木科植物的研究可归结为以下几点：（1）属的界限没有争议，编志工作基本完成，可以对其进行世界种类的统计；（2）属间关系分歧较大，但系统发育方面的研究基础深厚，在对部分系统学资料补充之后，就有可能对其进行深入全面的分支分析；（3）桦木科植物祖先虽然是一个模糊的概念，但该科化石资料丰富，可对科内各类群的早期分化和散布途径作比较可靠的推测。因此，在对全科进行分支分析和地理分布分析之后，便有可能对桦木科植物的起源、散布和分化作出较全面的解释。本文欲达到以下目的：（1）利用分支分析方法，获得满意的属间演化图式；（2）以经典分类、系统发育和古植物学的资料为基础，讨论桦木科植物的地理分布；（3）在分析桦木科植物早期分化的古地理、古气候背景下，讨论其在起源之后所经历的进化辐射，并提出它可能的祖先及其特征。（4）主要根据分支分析的结果，并综合表征分类和折衷学派多年来的研究成果，对桦木科组以上等级进行系统处理。

分 支 分 析

上一部分已经提到，尽管以往作者分别根据叶表皮、木材解剖、花和花序的结构以及胚胎学等对桦木科植物的系统发育进行过探讨（如 Abbe，1938；Benson，1894；Hall，1952；Hardin，Bell，1986；Hjelmqvist，1948，1957；Jäger，1980；陈之端，1991；陈之端，张志耘，1991），但由于各自所占有的资料的局限性，关于属间关系一直未能获得较为一致和满意的解释，Furlow（1983，abstract）、Crane（1989）虽然也曾对桦木科进行过分支分类，但对性状只进行了粗略的分析，因此，两人的结论也相去甚远，可信程度受到了怀疑。

分支分类程序给我们提供的仅是对数值矩阵的一种计算方法，至于所得出的演化图式是否可信，尚要看对性状极性的确定是否符合植物本身的演化规律。作者广泛阅读了桦木科、壳斗科 Fagaceae 和南青冈科 Nothofagaceae 的文献，仔细研究了中国科学院植物研究所标本馆藏的桦木科植物标本，并通过三个实验（桦木科植物的叶表皮形态、桦木科植物的花粉形态和虎榛子属的胚胎学）进一步补充了桦木科的系统学资料，在这些基础上对性状进行了全面的综合的分析。

本部分首先以壳斗科和南青冈科作为外类群对性状进行了初步极化，然后采用和谐性分析程序对性状进行了再分析（徐克学，1993）。和谐性分析程序引进了不和谐数（KN）和不和谐系数（CN）两个参数，这两个参数的生物学意义共同表达了一个性状和矩阵中的所有其它性状的矛盾程度，KN 和 CN 值越大，就说明这一性状和这个类群的一般演化规律越不一致。KN 和 CN 值还能进一步指出一个性状的哪一个进化单位（EU）的性状状态具有更大的不合理性，并且说明它和哪一个或几个性状最不和谐，以提示对这一性状再作具体分析。所有 KN 和 CN 值小的性状的数值矩阵导出的分支图表达了一个类群一般演化的规律，和谐性分析的特点就在于它可以用演化关系明确的性状剔除那些不合理的性状安排或帮助判别那些关系含糊的性状极性，使分支分类的结果更加可靠。

最后利用两种分支分析方法——最大同步法和最小平行演化法（徐克学，1993）对由性状再分析后获得的数值矩阵进行运算，推导分支图。

（一）桦木科是一个单元发生群

桦木科植物以许多共同的或相似的特征结合在一起。主要的共有衍征包括：

（1）雌、雄花序分别为复合的聚伞状圆锥花序（Abbe，1935，1938，1974）。(2) 花粉外壁纹饰为稍绉波状，有小刺着生在脊状突起上（陈之端，1991）。(3) 花粉外壁覆盖层较厚，其上具有细的穿孔（陈之端，1991）。(4) 坚果。

此外，该科植物在生长习性（Kikuzava，1982）、叶的结构、脉序及排列方式、毛状体形态（Hardin，Bell，1986 等）、木材解剖特征（Hall，1952）、筛管质体（均为 S 型，Behnke，1973）；子房结构、胚珠形态及着生方式、合点受精、核型胚乳（Chen，Lu，Pan，1990）和血清反应（Brunner，Fairbrothers，1979）方面也极其相似。

然而，桦木科有时仍然被分成两个科（桦科和榛科），以此强调桦木科内类群之间有明显差异。承认二科处理的学者认为桦科和榛科的雄花序有着根本不同：前者的小聚伞花序由 3 朵花组成，而后者由 1 朵花组成，但是研究已证实了上述差异是不存在的（Abbe，1935；Furlow，1990）。因此，二科的观点应当放弃。

Kuprianova（1963，1965）过分夸大了桦木科属间花粉形态的差异，主要根据孔盖的存在而成立了新科鹅耳枥科 Carpinaceae（包括 *Carpinus*，*Ostrya* 和 *Ostryopsis*），于是榛科仅含榛属，桦木科包括桤木属和桦木属。作者对桦木科花粉形态的比较研究发现：该科花粉萌发孔多为 3 个或 4—5 个，在孔处，外壁都有不同程度的升高；扫描电镜下的外壁纹饰均为轻微绉波状；透射电镜下，外壁的结构也极其相似：覆盖层发达，其上分布着细的穿孔，柱状层由不发达的小柱或颗粒组成，外壁内层呈片层状结构。此外，带状加厚（arci）在桤木属最发达，在桦木属退化，以至在多数种类中消失；外壁覆盖层外的颗粒层不仅存在于鹅耳枥属、铁木属和虎榛子属，而且也存在于榛属。以上相似的和连续变异的孢粉学性状说明桦木科属间关系密切，花粉形态上的差异是由共同的祖先性状逐渐分化而产生的。另外，细胞学证据和化石证据也说明 Kuprianova 的观点是不能接受的。榛科的染色体基数为 X＝14，与桦科相同而与鹅耳枥科（X＝8）不同，这一事实支持了桦科与榛科可能的同源性。古鹅耳枥属（*Palaeocarpinus*）、星苞鹅耳枥属（*Asterocarpinus*）和榛鹅耳枥属（*Corylocarpinus*）等化石属的发现，使我们也无法去孤立地认识榛科和鹅耳枥科，因为这些化石属同时具有榛科和鹅耳枥科的特征。古鹅耳枥属具有和鹅耳枥属、铁木属相似的果实，而和榛属相似的果苞（Crane，1981）；星苞鹅耳枥属的果实与古鹅耳枥属相似，但星状的果苞是现存的桦木科植物中所未见的（Manchester，Crane，1987）；榛鹅耳枥属则具有似榛属的果实和似鹅耳枥属的果苞（Straus，1969，据 Crane 1987 的引证）。化石证据告诉我们：在现存的桦木科植物各属之间曾出现过许多过渡类型，这些过渡类型的绝灭形成了现存桦木科界限分明的六个属，才导致属与属之间一些性状的部分演化阶段的缺失。

以上分析说明了桦木科植物有着共同的祖先，是一个自然的单元发生群。

（二）外类群的选择

八十年代初，在四个重要的被子植物系统中，尽管壳斗目（Fagales）在其高级阶元的归属上仍有较大争议：如 Cronquist（1981）和 Takhtajan（1980）把壳斗目包括于金缕梅亚

纲；Thorne（1983）将其归于金缕梅超目；Dahlgren（1983）则置 Fagales 于蔷薇超目。但是，桦木科和壳斗科同属于壳斗目却是一致的（如表 1）。

表 1 不同作者对壳斗目的分类学处理

Table 1 The systematic positions of the order Fagales treated by different authors

(1) Bentham & Hooker (1883)	(6) Dahlgren (1983)
Unisexuales (系 series)	Rosiflorae (超目 superorder)
Cupuliferae (科 family)	Fagales
Betuleae (族 tribe)	Fagaceae
Coryleae (族 tribe)	Corylaceae
Quercineae (族 tribe)	Betulaceae
(2) Hutchinson (1959)	(7) Thorne (1983)
Fagales (目 order)	Hamamelidiflorae (超目 superorder)
Betulaceae (科 family)	Fagales
Corylaceae (科 family)	Fagaceae
Fagaceae (科 family)	Betulaceae
(3) Melchior (1964)	(8) Cronquist (1988)
Fagales	Hamamelidae
Betulaceae	Fagales
Fagaceae	Balanopaceae
(4) Takhtajan (1980)	Fagaceae
Hamamelididae (亚纲 subclass)	Nothofagaceae
Fagales	Betulaceae
Fagaceae	(9) G. Dahlgren (1989)
Betulaceae	Rosanae (超目 superorder)
(5) Cronquist (1981)	Fagales
Hamamelidae (亚纲 subclass)	Nothofagaceae
Fagales	Fagaceae
Balanopaceae	Corylaceae
Fagaceae	Betulaceae
Betulaceae	

桦木科和壳斗科的亲缘性一方面建立在丰富的系统学资料的基础上，另一方面又不断地被各学科的深入研究所验证。Abbe（1935，1938）在全面研究了桦木科植物的花和花序形态之后，提示桦木科植物的祖先具有复合的聚伞状圆锥花序，这种花序由许多包括了三至多朵花的小聚伞花序（Cymule）组成，现存桦木科植物的花序是复聚伞花序简化的结果。桦木科植物原始的花为两性花，三基数，花瓣与雄蕊均两轮，子房三室，每室二胚珠。混合花序，雄花中有退化的雌蕊，雌花具三心皮雌蕊等残遗性状在现存桦木科植物中出现是以上推测的重要根据。Elias（1971）总结前人的研究成果提出壳斗科植物祖先的雌花序的基本单位是由 3 朵花组成的聚伞花序；1962 年，Forman 在壳斗科建立了一个新属——三棱栎属（*Trigonobalanus*），当时仅一种，至今已增加到三种（Forman，1964；Lozano-C. et al.，1979）。三棱栎属分布于泰国、马来半岛、印度尼西亚的加里曼丹岛和苏拉威西岛、哥伦比亚和南美洲。许多学者认为：三棱栎属是壳斗科的原始属（Cutler，1964；Forman，1964a-b；Forman，Cutler，1967；Hou，1971），分布区上极为隔离的特点暗示着它在壳斗科植物的演化方面可能担当了重要角色（Corner，1990；Jones，1986）。三棱栎属具有大型的共生花序，由雄花序和雌花序共同组成或者由雌雄同序的花序组成，雌、雄花序又分别由包括 3—7 朵花的小聚伞花序组成；雄花的花被有 6 个小裂片，雄蕊 6，具退化的雌蕊（pistillode），雌花也具 6 个花被片，子房 3 室，每室 2 胚珠，退化雄蕊（Staminode）6。以上特征与桦木科可能的祖先所具有的性状是极其相似的。因此，作者认为：桦木科和壳斗科可能来源于共同的祖先，而这一祖先的花序是复合的聚伞状圆锥花序；花两性，3 基数。

然而，桦木科与壳斗科的根本不同是桦木科的果苞和壳斗科的壳斗的不同，因此，揭示果苞和壳斗在发生上的关系是解决两科植物同源性的关键所在。二十世纪之前的植物分类学家（如 Bentham，Hooker，1883）大都认为果苞和壳斗均为叶性器官，而将两科植物混淆在一起。二十世纪以来，一批学者（如 Berridge，1914；Langdon，1939，1947；Raud，1961；Brett，1964）对壳斗科植物花和花序的维管解剖及个体发育的研究证明了壳斗为轴性器官，为后继的学者正确认识桦木科和壳斗科之间的关系作出了贡献。Abbe（1974）认为：桦木科与壳斗科植物的复合花序均来源于具有分枝的枝条，分枝形成了花序的基本单位—小花序。桦木科的果苞来源于花柄基部的苞片，因而为叶性器官；壳斗科的壳斗来源于花两侧的不发育花的花柄，因而为轴性器官，Fey 和 Endress（1983）认为壳斗是由不育花的花柄和不育的小花序的序轴共同形成的，花柄或序轴基部的苞片形成了壳斗的附属物，并与壳斗愈合（Fig. 1）。

尽管果苞和壳斗具有不同的来源，但它们却有着相同的功能——保护果实。壳斗在南青冈属出现退化或者在个别种类完全消失现象及果苞状壳斗的出现（Van steenis，1953），可能说明了果苞和壳斗由于功能相同，一方的发达而导致了另一方的退化或消失。因此可以认为，桦木科和壳斗科虽然有着不同的演化路线，但这并不妨碍它们有共同的祖先。

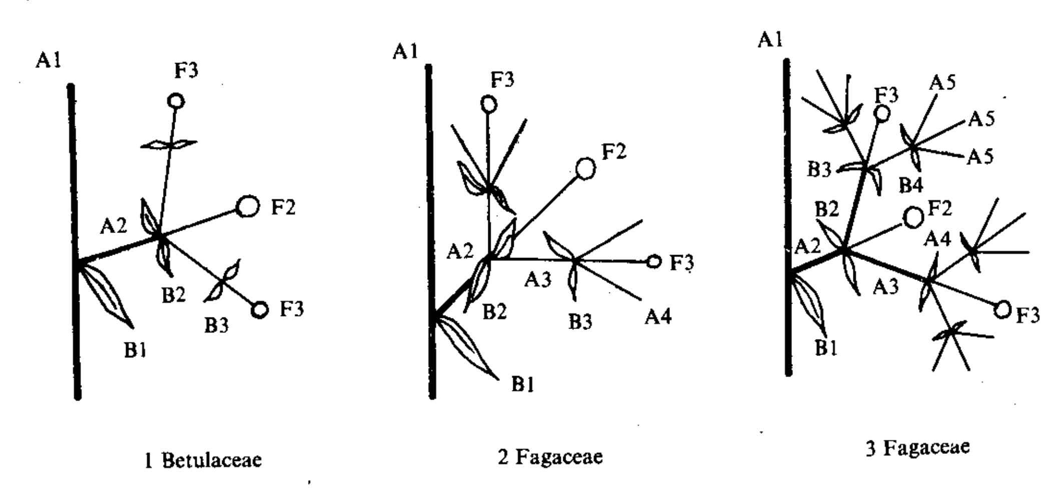


图1 桦木科和壳斗科植物小花序的结构（根据 Abbe，1938；Fey 和 Endress，1983）
A：小花序的轴或柄；B：苞片；F：花。
Fig. 1 The structure of cymules in the Betulaceae and Fagaceae
(based on Abbe 1938; Fey and Endress 1983).
A: Axis or pedicel of cymule; B: Bract; F: Floret.

近年来，壳斗目发生了变化，原属于壳斗科的南青冈属上升为科——南青冈科 Nothofagaceae（Cronquist，1988；Dahlgren，1989）。南青冈科全部分布在南半球，过去认为它和山毛榉属关系密切，两者可能同时在赤道附近产生，然后一个向北半球，一个向南半球呈两极散布（Van Steenis，1953，1971）。早在1965年，Kuprianova 就根据花粉形态建立了南青冈科，但当时并未引起人们的注意。十年之后 Elsik（1974）证实了南青冈科的花粉在北美的地层中存在，Crepet 和 Daghlian（1980）在田纳西州中始新世地层中，Smiley 和 Huggins（1981）在中新世爱得华州的 Clarkia 组合中也发现了南青冈科植物的化石，从而证明了南青

冈科曾和壳斗目的其他成员一起在北半球得以散布和发展过。Nixon (in press) 对壳斗目进行了分支分析，发现南青冈科的姊妹群是桦木科，而不是壳斗科。南青冈科和桦木科之间存在许多相似性状：(1) 叶子重锯齿或全缘，常具盾状腺鳞 (Hardin, Bell, 1986; Jones, 1986); (2) 花药基着生，花粉粒多扁球形，外壁厚多在 1.0 um 左右 (Hanks, Fairbrothers, 1976); (3) 胚珠为单层珠被 (Davis, 1966); 雌花序的维管束发生类似 (Longdon, 1947); (4) 两者花粉出现的地层较壳斗科古老 (白垩纪桑托期) (Muller, 1981)。由此，有力地支持了南青冈科成立。Jones (1986) 认为：壳斗目植物可能在晚白垩纪时起源于共同的祖先——壳斗类植物祖先复合群 (fagalean ancestral complex)，祖先类群生长在印度马来亚 (Indomalaya) 的低纬度地区，随着祖先类群向南北两极散布，壳斗科、南青冈科和桦木科各自独立地分化，并不断地扩大分布区，成平行发展之势 (Schuster, 1972)。

综合以上分析，我们认为桦木科、南青冈科和壳斗科在发生上均有密切的联系，因此，选择南壳斗科和壳斗科同时作为桦木科的外类群是合理的。

应当指出的是：尽管 Cronquist (1981, 1988) 把橡实科 Balanopaceae 放在壳斗目里，但有关该科的系统位置并未搞清。橡实科植物的叶子具不规则的弯曲的叶脉，根据这一特征，Wolfe (1973) 认为不仅应该将橡实科从壳斗目分出，而且它有可能都不属于金缕梅亚纲；Carlquist (1980) 也提出橡实科的木材结构比金缕梅科的还要原始，同时它的壳斗是一系列发育良好的苞片，这些苞片与壳斗科的壳斗是否同源是十分值得怀疑的 (见 Cronquist 1981)。因此，在选择外类群时，我们排除了橡实科。

(三) 性状分析原则

1. 主要原则——外类群比较的原则

对于大多数性状的极性判别，本文都按照外类群比较的原则。当性状的性状状态在外类群各属的分布不一致时，则把在原始属出现的性状状态作为 0 状态。一般认为：三棱栎属和金鳞果属 (*Chrysolepsis*) 的花序及花保留了许多原始状态，是壳斗科中最原始的属 (Corner, 1990; Forman, 1964; Jones, 1986)。

2. 辅助原则——综合分析的原则

当利用外类群无法判别性状的极性时，则采用综合分析的原则。所谓综合分析原则就是化石原则、相关性原则、协同进化原则、个体发育反映系统发育的重演原则，并结合该性状在整个被子植物中的演化趋势来规定性状状态性质的原则 (路安民, 1985)。

桦木科与其外类群来自于共同的祖先，在一些性状上存在着平行演化的关系。由于各自的演化都经历了漫长的历程，并且演化的速率存在着差异，有时造成在外类群已不存在的祖先性状，但却保留于桦木科里，这样，根据外类群确定的衍征实际上是祖征，由此获得的性状极性与一般原理相矛盾。在这种情况下，采用综合分析的原则。

此外，壳斗目与金缕梅目之间有亲缘关系 (Endress, 1977; Tippo, 1938)。至今，有不少作者已相信金缕梅目中的很多性状代表了壳斗目的祖先性状。因此，在为数不多的几个性状上采取了这样的方法——首先以金缕梅目为参考外类群，然后在不违背一般性原则的前提下确定性状的演化极性。实际上，这种方法也是根据综合分析的原则。

3. 和谐性原则

将根据上述两个原则分析的数值矩阵进入和谐性分析程序运算，凡 CN 值大于 0.2 者

均作重新分析。将所有 CN 值小于 0.2 的性状组成新的矩阵，然后，(1) 分别将 CN 值大于 0.2 的性状极性颠倒并加入新矩阵，运算后，CN 值小于 0.2 者保留，仍大于 0.2 者剔除；(2) 检查 CN 值大于 0.2 的性状每个 EU 的状态是否有误，如无误，去除该性状；如有误，改正后加入新矩阵并进行运算，CN 值小于 0.2 时保留，大于 0.2 时剔除。

(四) 性状分析

1. 花序、小花序和花

有关壳斗目花序和花的形态方面的文献较多，我们在性状分析时主要参考以下作者的研究工作：Abbe (1935, 1938, 1974) (桦木科)；Langdon (1947), Van Steenis (1953) (南青冈科)；Berridge (1914), Brett (1964), Elias (1971), Fey, Endress (1983), Forman (1962, 1964), Kaul, Abbe (1984) (壳斗科)。

在确定每个属的性状状态时，充分考虑了花性状的古老性，较多采用个体发育反映系统发育的重演原则，从而对花部性状的返祖现象予以了特别重视，只要返祖现象在属中出现，就将那种具有古老性的性状状态作为该属的性状状态。

(1) 花序：南青冈科和壳斗科的栎属、山毛榉属的雌、雄花分别生长在不同的花序上，壳斗科的其他属，都有雌花和雄花生长在同一花序的现象，形成混合花序。在轮叶三棱栎中，情形更加复杂，一方面，雌雄花序可以生长在同一个大型的圆锥花序上；另一方面，雌、雄花又可以同序 (Forman, 1964)。在桦木科，先后发现榛属、桦木属和桤木属具有混合花序。混合花序作为一种祖先保留的性状被看成祖征，单性花序为衍征。

(2)—(4) 小花序：桦木科小花序的性状主要表现在两个方面：①组成小花序的花的数目；②每一小花序的苞片数目。三棱栎属、金鳞果属及南青冈科的少数种类的小花序由 3 朵花或 3 朵以上的花组成，因此，小花序由 3 朵花组成为祖征，少于 3 花为衍征。桤木属和桦木属的小花序 (雌) 具有 3 花的情形。根据性状的相关性原则，每一个小花序的苞片多为祖征，少为衍征。

(5) 雄花中的退化雌蕊：桦木科植物的花为单性，但却保留了两性痕迹，除虎榛子属外，其他各属均发现了在雄花中有退化的雌蕊存在，这种现象在壳斗科除山毛榉属和栎属之外其它各属均有发现。因此，两性花代表了祖先的性状，我们把雄花中有退化雌蕊的性状状态，确定为祖征。

(6) 雄花花被：榛属、虎榛子属、鹅耳枥属、铁木属的雌花具花被，桤木属和桦木属的许多种类的雌花具花被或具残留的花被痕迹，因此雌花花被不是一个好的分支分类性状，故不予编码。雄花花被仅存在于桤木属和桦木属，其它各属雄花无花被。由于南青冈科和壳斗科的花均具花被，所以花被存在为祖征，不存在为衍征。

(7) 子房的心皮数目：南青冈科和壳斗科的子房多数由 3 个心皮组成，在桦木科，三心皮子房可见于桤木属、桦木属和虎榛子属的个别种类中。其他各属均为二心皮子房。子房由 3 心皮组成为祖征，由 2 心皮组成为衍征。

(8) 雄蕊：桦木科植物的雄蕊有三种形态：桤木属花药药室不分离，花丝不纵裂；桦木属、虎榛子属、鹅耳枥属和铁木属花药药室分离，花丝分叉或不分叉；榛属花药药室分离，花丝纵裂至基部。在南青冈科和壳斗科花药药室不分离，花丝不纵裂。我们把上述三种性状状态：花药药室不分离，花丝不纵裂；花药药室分离，花丝分叉；花药药室分离，花丝

纵裂至基部；分别确定为 0、1 和 2。

2. 木材解剖性状

根据木材解剖，Hall (1952) 发现桦木科各属之间的木材特征有着明显的分异。Dadswell 和 Ingle (1954) 研究了南青冈科的木材特征并和山毛榉属进行了比较。Tippo (1938) 在讨论桑科的系统位置时，还比较了壳斗科和桦木科的木材特征，以下讨论主要依据上述资料，分支分类性状的选取对象是哪些相对完整和可靠的性状。

(9) — (10) 导管：壳斗目所有种类的次生木质部中都有导管。在桦木科，具单穿孔或有梯状穿孔痕迹的单穿孔的导管分子仅见于铁木属和鹅耳枥属，其他各属为梯状穿孔。虽然南青冈科和壳斗科的导管分子均具单穿孔，但是在整个被子植物中，是由梯状穿孔向单穿孔演化的，被认为和壳斗目有密切联系的金缕梅科具有典型的梯状穿孔 (Endress, 1967; Tippo, 1938)，本文同意多数作者的观点，认为梯状穿孔为祖征，单穿孔为衍征。另外，导管壁有螺旋加厚为普遍承认的原始性状，因而被定为祖征。

(11) 管胞：在桦木科，仅桤木属和桦木属的木材中具有管胞；在外类群，南青冈科的一部分种类有管胞，壳斗科除山毛榉属之外其余都有管胞 (Cutler, 1964; Soepadmo, 1972)。木质部中具有管胞为祖征，这与一般的木材演化趋势相一致。

(12) 射线：在桦木科，榛属和虎榛子属射线异型，其余属同型；在外类群，壳斗科均具同型射线 (Bailey, 1910; Cutler, 1964; Mennega, 1980)，而南青冈科为异型，由于金缕梅科射线异型 (Tippo, 1938)，因此，本文确定异型射线为祖征，同型射线为衍征，这与双子叶植物射线的演化方向一致 (Barghoorn, 1935; Kribs, 1935)。

(13) 侵填体：侵填体存在于鹅耳枥属和铁木属，桦木科其他属无。虽然侵填体在外类群中普遍存在，但由于此性状在桦木科、壳斗科和南青冈科中可能是平行演化的 (Nixon, in press)，另一方面，金缕梅科的导管中无侵填体，所以将这一性状的演化极性规定为从无到有是合理的。这一规定符合导管演化的一般规律。

3. 叶及叶表面特征

近年来，关于壳斗目的叶与叶表面的研究增加了不少资料，Hardin 和 Bell (1986) 研究了桦木科植物叶表面尤其是毛状体的结构和类型；Baas (1982) 详细研究了三棱栎属叶子的解剖特征；Jones (1986) 对壳斗科和南青冈科的叶子作了全面的综合研究，并比较了叶化石，提出了壳斗科属间的演化关系；Kvacek 和 Walther (1989) 对欧洲第三纪的壳斗科的叶化石作了比较研究，并且发现轮列型气孔器在壳斗科是普遍存在的。以下的叶性状主要包括叶齿的类型，叶表皮细胞的形状，气孔器和毛状体的类型等。

(14) 盾状腺鳞 (Peltate scale)：这是一类多列细胞组成的腺体，近无柄，成盾状，紧贴于叶子的表面。Nixon (in press) 认为盾状鳞存在于壳斗目的南青冈科、桤木属、桦木属和虎榛子属；Hardin 和 Bell (1986) 也在桤木属和桦木属的叶子上发现这种腺体；Jones (1986) 报道盾状腺鳞存在于三棱栎属。由于盾状鳞出现于南青冈科和壳斗科的原始属，因此，我们认为这是一个原始性状。

(15) 气孔器：Metcalfe 和 Chalk (1950) 认为壳斗目的气孔器均为无规则型；而 Jones (1986) 认为壳斗科的气孔器除无规则型外尚有轮列型；Kvacek 和 Walther (1989) 对壳斗科的叶化石进行了研究，发现轮列型存在于山毛榉属、石栎属和三棱栎属。我们详细研究

了桦木科植物的气孔器类型，发现该科有四种类型：轮列型、无规则型、不典型的辐射型和短平列型。前三者可以相互转变，可能处在同一个演化水平；短平列型只存在于鹅耳枥属。由于鹅耳枥属的气孔器具双层外拱盖，而且 T 加厚非常显著，结构特化，考虑到该类型在壳斗目十分少见，我们认为在桦木科，短平列型气孔器是进化的，应作为衍征，尽管 Wilkinson（1979）和 Takhtajan（1980）认为短平列型有时可能是原始的。而其它三种类型均作为祖征。

（16）叶齿：叶边缘锯齿在壳斗目的变化十分有规律，在外类群一般为单齿，南青冈科、三棱栎属和金鳞果属的一些种类具有全缘的叶子；在桦木科，桤木属全缘/单齿，桦木属和鹅耳栎属为单齿/重齿，榛属、虎榛子属和铁木属为重齿。根据外类群，叶子边缘锯齿的演化方向为全缘→单齿→重锯齿。但是，Wolfe（1973）认为重锯齿可能是原始的，他的根据是晚白垩纪的地层中发现的具有重锯齿的叶子可以归于桦木科；而 Crane（1981）认为：可靠资料说明桦木科植物最早出现于古新世，上述的叶子是否真正与桦木科有关还有待于生殖器官的发现。

4．花粉形态

有关壳斗目的孢粉学方面的研究较多，比较重要的有 Hanks 和 Fairbrothers（1976）对南青冈科和山毛榉属的比较研究；Lieux（1980）对美国西南部分布的壳斗目植物花粉的研究；Zavada 和 Dilcher（1986）对壳斗目花粉超微结构的研究；Crepet 和 Daghlian（1980）、Elsik（1974）对北美地层中壳斗目的化石花粉的研究。为了使桦木科属间可以比较，作者（1991）还对桦木科六属花粉形态进行了深入地综合研究。壳斗目植物花粉形态演化主要表现为萌发孔和花粉外壁的演化。

（17）外壁内层在孔处加厚：壳斗科花粉为三孔沟，南青冈科为多孔沟，桦木科除桤木属为多孔外其他均为 3 孔。由于桦木科花粉均处于孔的水平，因此，萌发孔类型不作为分支分类性状。但是，外壁内层在孔处加厚是非常有意义的性状，壳斗科和南青冈科的花粉均加厚，桦木科的桤木属，桦木属和榛属加厚，而其他三个属的花粉不加厚，因此，外壁内层在孔处加厚为祖征。

（18）孔盖（operculum）：孔盖的概念最早由 Wodehouse（1935）提出，指孔膜中央的加厚部分。在柔荑花序类植物中，孔盖仅发现于桑科和大麻科，因此，鹅耳枥属、铁木属和虎榛子属存在孔盖被认为是一个非常重要的特征（Kuprianova，1963，1965），Kuprianova 遂以孔盖作为成立新科鹅耳枥科的重要依据。由于孔盖在外类群不存在，因此我们把孔盖作为一个进化性状。

（19）萌发孔之间的带状加厚：萌发孔间的带状加厚是桤木属花粉最重要的特征，这种加厚只在桦木属少数种出现。由于桦木科花粉有时被认为是由正型粉衍生而来，所以带状加厚被认为是原始的特征（Wolfe，1973）。除桦木科之外，木麻黄科、杨梅科、胡桃科、马尾树科及壳斗科的三棱栎属的花粉都可能与正型粉有关。正型粉从白垩纪赛诺曼期开始出现，到桑托期繁盛至顶点，随后开始减少，到老第三纪绝灭。典型的正型粉为扁球形，具 3 个多少突出于花粉粒表面的孔，孔排列在赤道上。光镜下，表面光滑；透射电镜下的外壁结构和作者对桦木科植物花粉的观察结果非常相似（陈之端，1991）：一般分四层，覆盖层发达，并具细穿孔；柱状层较薄；基层均质，此外尚具外壁内层。外壁由于不同程度的加

厚或变薄而成折皱（Skarby et al.，1990），因此，带状加厚很可能是由现代植物保留下来的正型粉的一种特征。

（20）颗粒层：颗粒层存在于外壁覆盖层之外，并常与覆盖层分离。桦木科花粉外壁具颗粒层的报道最早见于鹅耳枥属（Takeoka，Stix，1963）。作者发现：除桤木属和桦木属之外，桦木科其它各属花粉外壁均具颗粒层，由于此特征未见于外类群，因此，应该为衍生性状。

5. 果实和种子

（21）果实：在壳斗目，果实为坚果或具翅的坚果。果实的演化与传播方式密切相关。一般认为，被子植物中非生物因素传播的果实是原始的，因为白垩纪的被子植物的果实大部分是靠非生物因素传播的，只是到了始新世生物因素的传播才开始变得重要起来（Tiffney，1984）。桤木属和桦木属果实小而轻，并生有翅，极易为风传播；铁木属、鹅耳枥属和虎榛子属果实也较轻，在它们果实外面的囊状或叶状果苞与风的传播可能是相适应的；而榛属果实大而重，是典型的靠动物传播的果实（Stone，1973）。在外类群，*Fagopsis* 是壳斗科的一个化石属，其果实出现的地层也是该科最早的（Jones，1986），它的壳斗上生长着翅膀，为非生物因素传播类型；在南青冈科，有的种类也出现类似翅果的果实（Van Steenis，1953）。因此，靠风传播的具翅坚果是原始的，靠动物传播的坚果是进化的。

（22）种子萌发：南青冈科、山毛榉属、三棱栎属及桦木科（除榛属外）的种子为出土萌发，栎属、栗属、锥栗属、金鳞果属、石栎属和榛属为留土萌发。出土萌发的种子一般较小，储存的养分较少，适合风力传播；而留土萌发的种子体积大，较重，适合动物传播。因此，种子萌发和果实的传播方式是两个相关性状。另一方面，由于金缕梅科的种子也为出土萌发，因而，确定出土萌发为祖征似乎是合理的。

6. 胚胎学性状

胚胎学性状和花序及花的性状可能具有相似的演化趋势，即演化方向由多到少，如多孢原，多胚囊和多胚现象很可能和小花序包括多花，雌蕊由 3 个心皮组成等性状一样反映了祖先的特征，性状的进化即为简化。壳斗目植物均为倒生胚珠、厚珠心发育、蓼型胚囊、核型胚乳（Cronquist，1981）。但由于胚胎学资料不完整和不准确，如小孢子发育的研究在整个壳斗目几乎是空白；Benson（1894）的资料采用的概念较老，性状遗漏较多；再如鹅耳枥属有人认为是双层珠被（Davis，1966），有人认为是单层珠被（Endress，1977），Furlow（1990）甚至认为榛属、鹅耳枥属和铁木属均为双层珠被，这样就限制了胚胎学性状在系统学上的应用。因此，本文未将胚胎学性状用于分支分析。

7. 细胞学性状

桦木属和榛属的染色体基数为 X＝14；鹅耳枥属、铁木属和虎榛子属为 X＝8；桤木属，通常被认为 X＝14（Furlow，1979），但 Chiba（1962）在桤木属发现了 X＝7 的基数，Bousquet 及其同事们（1987，1988）的工作为 Chiba 的结论提供了直接证据。Woodworth（1931）和 Wanscher（1934）曾推测桦木科原始的染色体基数是 X＝7，Raven（1975）认为 X＝7 可能是壳斗目的原始基数。但是，由于南青冈科的基数为 X＝13，三棱栎属为 X＝22，壳斗科其他各属均为 X＝12，金缕梅科为 X＝8，因此，利用外类群来确定桦木科的原始的染色体基数是非常困难的，本文未将染色体资料用于分支分析，主要基于以上考虑。利用细胞学

资料探讨桦木科的属间演化，尚需做大量的细致的工作。

8. 化学性状

Brunner 和 Fairbrothers (1979) 对桦木科进行了血清学的研究，得出的结论是该科的六个属密切地结合在一起，因而必须作为一个科处理；Petersen 和 Fairbrothers (1985) 认为：根据血清反应，桦木科和壳斗科、杨梅科及胡桃科关系较近，而和漆树科、槭树科、桑科、木樨科及蔷薇类植物关系疏远。有关壳斗目化学方面的研究还见于 Wollenweber (1975)，Mears (1973)，Giannasi (1986)，Meurer et al. (1988)。但由于化学资料较难取得，属间的比较难以进行，因此本文采用的性状资料也不包括化学资料。

9. 生态学性状

Kikuzava (1982) 对 12 种桦木科植物进行栽培试验，观察了叶子的生长习性和冬芽的特征。他发现：从 4 月至 8 月，桤木属和桦木属都不断有新叶出现，即出叶期持续时间较长，而铁木属和鹅耳枥属完全不同，它们的出叶期极短，榛属的出叶期比铁木属和鹅耳枥属长，比桤木属和桦木属短；桤木属桤木组 (Sect. Alnus) 在夏季还有严重的落叶现象。冬芽鳞片的数目呈现有规律地变化，桤木组少数种类为裸芽，桤木属其它组、桦木属和榛属具有 2 个或 2—6 个芽鳞，而铁木属为 8 个，鹅耳枥属达 24 个。根据上述现象，Kikuzawa (1982) 认为：裸芽，出叶期长以及夏季落叶现象是桦木科植物的热带性质的反映，芽鳞数目由少变多，出叶期逐渐缩短，是植物由南向北散布过程中对于寒冷环境适应的结果。因此他提出：桦木科植物的祖先可能生长在白垩纪，靠近热带并稍有季节干旱的地区。由于以上性状的演化是以桦木科植物热带起源的推测为前提的，加之外类群有关资料缺乏，于是这类性状失去了在分支分类中的应用价值。

各性状的编码请参看附录 1。附录 1 是在以上分析的基础上获得的。

(五) 性状的和谐性分析

附录 1 给出了 22 个性状 (ch.) 的性状状态在桦木科和外类群中的分布。根据附录 1，将得到一个数值矩阵，我们暂且称它为：外类群矩阵，见矩阵 A.

CODED CHARACTERS																						EVOLUTIONARY UNITS
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*ALNUS*
0	0	2	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	*BETULA*
0	1	1	0	0	0	1	2	0	1	1	0	0	1	0	2	0	0	1	1	1	1	*CORYLUS*
1	1	0	2	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1	1	1	1	0	*OSTRYOPSIS*
1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	*CARPINUS*
1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	1	1	1	1	1	0	*OSTRYA*

(矩阵 A)

将外类群矩阵进入和谐性分析程序，所得的分析结果如下（矩阵 B）

ch.																							Ch.	KN (i)	CN (i)
1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	5	0.1923
2	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	0.1538
3	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	3	12	0.2308
4	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	4	11	0.2115
5	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	5	15	0.5769
6	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	6	5	0.1923
7	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	7	9	0.3462
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	1	0.0192
9	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	9	2	0.0769
10	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	4	0.1538
11	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	4	0.1538
12	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	2	1	1	1	1	1	0	12	17	0.6538

																							Ch.	KN (i)	CN (i)
13	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	13	2	0.0769
14	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	14	9	0.3462
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0.0000
16	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	2	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	16	12	0.2308
17	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	17	5	0.1923
18	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	18	5	0.1923
19	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	4	0.1538
20	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	4	0.1538
21	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	4	0.1538
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	0	0.0000

（矩阵 B）

根据分析结果，所有性状的不和谐数 KN＝134，平均不和谐系数 CN＝0.1982，CN 值大于 0.2 的性状有 7 个，即性状 3、4、5、7、12、14、16。根据性状分析的和谐性原则，以上 7 个性状应作重新分析。现将该 7 个性状去掉，由剩余的 15 个性状组成了新的数值矩阵，我们称它为和谐性检验矩阵（见矩阵 C）。

CODED CHARACTERS															EVOLUTIONARY UNITS
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*ALNUS*
0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*BETULA*
0	1	0	2	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	*CORYLUS*
1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	*OSTRYOPSIS*
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	*CARPINUS*
1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	*OSTRYA*

（矩阵 C）

将该矩阵进入和谐性分析程序，所显示的分析结果是所有性状的 CN 值均为 0，这说明这 15 个性状较好地反映了桦木科植物各属之间的关系（见矩阵 D）。

ch.																Ch.	KN (i)	CN (i)
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.0000
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0.0000
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0.0000
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0.0000
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0.0000
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0.0000
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0.0000
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0.0000
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0.0000
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	0	0.0000
18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	0	0.0000
19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	0	0.0000
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0.0000
21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	0	0.0000
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	0	0.0000

（矩阵 D）

1、性状 3 和性状 4 的和谐性分析

性状 3 和性状 4 分别为雌、雄小花序的苞片，根据外类群分析，苞片的演化是由多到少。Abbe 的研究说明，雌、雄小花序的苞片分别有 3 个状态，即 7、5、3 和 5、3、1。于是，我们将苞片最多的状态规定为 0，最少者为 2，中间状态为 1。然而，外类群矩阵的和谐性分析的结果显示：上述两性状的不和谐均发生在由状态 1 到状态 2 一步，而状态 2 至状态 3 完全和谐。这说明：雌、雄小花序的苞片分别由 7 个至 5 个和 5 个至 3 个的演化可

状态 1 至状态 2：	state 1	KN（3）＝12，	CN（3）＝0.4615			
	1	2	3	4	5	6
	0.400	9.317	9.317	3.300	4.867	4.700
状态 2 至状态 3：	state 2	KN（3）＝0，	CN（3）＝0.0000			
	1	2	3	4	5	6
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

性状 3：　Ch. （ 3 ）　KN （ 3 ） = 12 ，　CN （ 3 ） =0. 231

0	2	1	0	0	0

状态 1 至状态 2：　state　1　KN （ 4 ） = 11 ，　CN （ 4 ） =0. 4231

1	2	3	4	5	6
0. 800	7. 800	8. 000	5. 400	5. 000	5. 000

状态 2 至状态 3：　state　2　KN （ 4 ） = 0 ，　CN （ 4 ） =0. 0000

1	2	3	4	5	6
0. 000	0. 000	0. 000	0. 000	0. 000	0. 000

性状 4　Ch. （ 4 ）　KN （ 4 ） = 11 ，　CN （ 4 ） =0. 212

0	1	0	2	1	1

能是不存在的或者意义不大，而由中间状态至状态 3 的演化是重要的，鉴于此，我们把雌小花序的苞片 7 和苞片 5 均规定为祖征，苞片 3 为衍征；同样，雄小花序的苞片 5 和苞片 3 规定为祖征，苞片 1 规定为衍征。将重新分析的性状 3 和性状 4 分别加入和谐性检验矩阵，组成两个新矩阵（矩阵 E 和 F）：

（1）包含有性状 3 的矩阵

CODED CHARACTERS																EVOLUTIONARY UNITS
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*ALNUS*
0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*BETULA*
0	1	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	*CORYLUS*
1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	*OSTRYOPSIS*
1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	*CARPINUS*
1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	*OSTRYA*

（矩阵 E）

（2）包含有性状 4 的矩阵：

CODED CHARACTERS																EVOLUTIONARY UNITS
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*ALNUS*
0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*BETULA*
0	1	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	*CORYLUS*
1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	*OSTRYOPSIS*
1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	*CARPINUS*
1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	*OSTRYA*

（矩阵 F）

将上面的两个矩阵分别进行和谐性分析，结果均为 KN＝0，CN＝0。于是，根据性状分析的和谐性原则，性状 3 和性状 4 在调整性状状态后应保留。

以上分析说明：桦木科植物的小花序苞片数目由多至少的演化是真实存在的，并且主要表现在由状态 1 和状态 2 至状态 3 的演化，而由状态 1 到状态 2 的演化在整个桦木科植物的进化中意义不大。

2、性状 5 和性状 7 的和谐性分析

根据外类群比较和个体发育反映系统发育的原则，雄花中有退化雌蕊存在和雌花中子房 3 室是祖先保留的性状状态，均应该为祖征，但外类群矩阵的和谐性分析却显示了性状 5 和性状 7 两者都不和谐：

state　1　KN （ 5 ） = 15 ，　CN （ 5 ） =0. 5769

1	2	3	4	5	6
0. 000	11. 300	4. 067	4. 400	11. 300	6. 733

性状 5：　Ch. （ 5 ）　KN （ 5 ） = 15 ，　CN （ 5 ） =0. 577

0	1	0	0	1	0

state 1 KN（7）＝9， CN（7）＝0.3462

1	2	3	4	5	6
0.600	2.700	6.350	4.350	5.200	4.700

性状 7： Ch.（7） KN（7）＝9， CN（7）＝0.346

0	0	1	0	1	1

分别将性状 5 和性状 7 的极性颠倒后共同加入和谐性检验矩阵，组成矩阵 G。

CODED CHARACTERS																	EVOLUTIONARY UNITS
0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*ALNUS*
0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*BETULA*
0	1	1	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	*CORYLUS*
1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	*OSTRYOPSIS*
1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	*CARPINUS*
1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	*OSTRYA*

（矩阵 G）

将该矩阵进行和谐性分析，结果如矩阵 H

ch.																		Ch.	KN (i)	CN (i)
1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0.1111
2	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0.1111
5	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	5	14	0.7778
6	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	2	0.1111
7	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	7	12	0.6667
8	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	2	0.0556
9	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	1	0.0556
10	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	2	0.1111
11	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	2	0.1111
13	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	1	0.0556
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0.0000
17	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	2	0.1111
18	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	2	0.1111
19	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	2	0.1111
20	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	2	0.1111
21	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	2	0.1111
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	0	0.0000

（矩阵 H）

分析说明：两者改变极性后，更加不和谐。但令人疑问的是，在根据外类群确定的极性是正确的情况下，为何 CN 值仍然很大呢？我们的解释是这样的：退化雌蕊出现在雄花中和子房 3 室出现在雌花中作为花的两个古老的性状状态在桦木科各属都有可能存在，因为这种返祖现象的出现，常与植物的生境有关。由于研究材料的局限，对于性状状态在各属中的分布难免有遗漏之处。因此，虽然性状 5 和性状 7 的演化可能是存在的，但由于性状调查的不完备而不能参加分支分析。

3、性状 12 的和谐性分析

性状 12 为射线的演化，状态有 2 个：异型和同型。根据外类群，极性难以确定，因为在外类群，壳斗科射线同型，而南青冈科射线异型。确定异型为祖征，同型为衍征的依据是参考外类群金缕梅目为异型射线，而且这一规定与双子叶植物射线演化的一般规律一致。外类群矩阵的和谐性分析显示性状 12 的 CN＝0.6538，是高度不和谐的。现将性状 12 的极性颠倒并加入和谐性检验矩阵，于是得数值矩阵（矩阵 I）：

CODED CHARACTERS																EVOLUTIONARY UNITS
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*ALNUS*
0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*BETULA*
0	1	0	2	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	*CORYLUS*
1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	*OSTRYOPSIS*
1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	*CARPINUS*
1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	*OSTRYA*

（矩阵 I）

将该矩阵进行和谐性分析，结果是 CN＝0.2353，虽比最初有所减小，但仍大于 0.2，根据性状分析的和谐性原则，性状 12 予以剔除（见矩阵 J）。

ch.																	Ch.	KN (i)	CN (i)
1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0.0588
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0.0000
6	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	6	1	0.0588
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0.0000
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0.0000
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0.0000
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0.0000
12	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	12	4	0.2353
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0.0000
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0.0000
17	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	17	1	0.0588
18	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	18	1	0.0588
19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	0	0.0000
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0.0000
21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	0	0.0000
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	0	0.0000

（矩阵 J）

4. 性状 14 的和谐性分析

CODED CHARACTERS																EVOLUTIONARY UNITS
0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	*ALNUS*
0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	*BETULA*
0	1	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	*CORYLUS*
1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	*OSTRYOPSIS*
1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	*CARPINUS*
1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	*OSTRYA*

（矩阵 K）

根据外类群，盾状鳞的存在是壳斗目的原始性状，然而，由外类群矩阵的和谐性分析所显示的结果却是 CN 值大于 0.2，是不和谐的。将其极性颠倒后并加入和谐性检验矩阵进行和谐性分析，结果是 CN＝0.6471，更加不和谐。我们认为叶子具盾状鳞是一种祖先保留的性状，而可能是易受环境的影响，表现在它在整个壳斗目的存在是不稳定的。根据性状分析的和谐性原则，将性状 14 去除（见矩阵 K 和矩阵 L）。

ch.																	Ch.	KN (i)	CN (i)
1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0.0588
2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0.0588
6	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	6	1	0.0588
8	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	8	1	0.0294
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0.0000
10	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	10	1	0.0588
11	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	11	1	0.0588
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0.0000
14	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	14	11	0.6471
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0.0000
17	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	17	1	0.0588
18	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	18	1	0.0588
19	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	19	1	0.0588
20	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	20	1	0.0588
21	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	21	1	0.0588
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	0	0.0000

（矩阵 L）

5. 性状 16 的和谐性分析

由于在南青冈科和壳斗科的原始属里，叶子为全缘，而壳斗科的其它成员的叶子均为单齿，根据外类群分析，叶子边缘的演化是全缘/单齿→单齿/重齿→重齿，所规定的状态依次是 0、1、2。外类群矩阵和谐性分析的结果显示性状 16 是不和谐的，经过具体分析之

后可以看出，它和性状3、性状4不同，不和谐主要表现在状态2向状态3的演化一步，而由状态1向状态2的演化是基本和谐的。也就是说由全缘/单齿到单齿/重齿的进化是存在的，而从单齿/重齿到重齿的进化似乎不存在。因此，应该将状态3和状态2均规定为1，于是状态只有2种：全缘/单齿和单齿/重齿。将调整过的性状16加入和谐性检验矩阵，获得矩阵M：

状态1至状态2： state 1 KN（16）＝1， CN（16）＝0.0385

1	2	3	4	5	6
0.833	0.500	0.667	0.667	0.500	0.500

状态2至状态3： state 2 KN（16）＝11， CN（16）＝0.4231

1	2	3	4	5	6
0.500	1.850	7.217	6.267	7.100	6.433

性状16： Ch.（16） KN（16）＝12， CN（16）＝0.231

0	1	2	2	1	2

CODED CHARACTERS																EVOLUTIONARY UNITS
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*ALNUS*
0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	*BETULA*
0	1	0	2	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	*CORYLUS*
1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	*OSTRYOPSIS*
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	*CARPINUS*
1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	*OSTRYA*

（矩阵M）

将该矩阵进行和谐性分析，结果是所有性状的不和谐系数均为0。根据性状分析的和谐性原则，调整后的性状16将进入分支分析矩阵（矩阵N）。

ch.																	Ch.	KN (i)	CN (i)
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.0000
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0.0000
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0.0000
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0.0000
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0.0000
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0.0000
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0.0000
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0.0000
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0.0000
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	0.0000
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	0	0.0000
18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	0	0.0000
19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	0	0.0000
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0.0000
21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	0	0.0000
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	0	0.0000

（矩阵N）

经过和谐性分析，原来由22个性状组成的外类群矩阵转变成了由18个性状组成的矩阵，我们把后者称为分支分析矩阵（见矩阵O）。

CODED CHARACTERS																		EVOLUTIONARY UNITS
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*ALNUS*
0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	*BETULA*
0	1	0	0	0	2	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	*CORYLUS*
1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	*OSTRYOPSIS*
1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	*CARPINUS*
1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	*OSTRYA*

（矩阵O）

在建立分支图之前，首先对以上矩阵进行和谐性分析，结果显示，所有性状的 KN 值和 CN 值均为 0（见矩阵 P）。

ch.																			Ch.	KN (i)	CN (i)
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.0000
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0.0000
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0.0000
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0.0000
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0.0000
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0.0000
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0.0000
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0.0000
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0.0000
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0.0000
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0.0000
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	0.0000
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	0	0.0000
18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	0	0.0000
19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	0	0.0000
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0.0000
21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	0	0.0000
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	0	0.0000

（矩阵 P）

（六）分支图的建立

为了便于分析和讨论，在建立桦木科植物分支图之前，根据附录 2 得出附录 3，然后对表征分类数值矩阵（附录 3）和外类群矩阵进行了程序运算。

1. 表征图的推导

对表征分类数值矩阵先进行标准化，然后对标准化了的数值矩阵进行计算，获得相关系数矩阵（矩阵 Q）：

1.0000	0.5500	-0.3936	-0.4528	-0.6583	-0.6254
0.5500	1.0000	-0.2516	-0.5060	-0.6662	-0.6041
-0.3936	-0.2516	1.0000	-0.0418	-0.0933	-0.0536
-0.4528	-0.5060	-0.0418	1.0000	0.2510	0.1127
-0.6583	-0.6662	-0.0933	0.2510	1.0000	0.6234
-0.6254	-0.6041	-0.0536	0.1127	0.6234	1.0000

（矩阵 Q）

对相关系数矩阵按照类平均法（UPGMA 法）进行聚类运算，获得表征图（Fig. 2）。

从表征图上可以看出：鹅耳枥属和铁木属、桤木属和桦木属分别结合在一起，而榛属和虎榛子属分别和其它各属隔离。如果我们进一步从各属之间的结合水平来分析，鹅耳枥属和铁木属的结合水平最高，r65＝0.6234，桤木属和桦木属次之，r12＝0.5500，前者合并后得类群 7，后者合并后得类群 8；虎榛子属和类群 7 的结合水平较低 r47＝0.1819，两者合并后的类群 9，和榛属的结合水平 r39＝-0.0629，两者合并后得类群 10，而类群 8 和类群 10 之间的结合水平最低 r810＝-0.5198。

表征分类的结果符合于一般的经典分类处理，类群 8 和类群 10 分别代表了桦木族和榛族，但类群 10 中各属分化的程度比一般认为的要大。

2. 外类群矩阵的分支分析

用最大同步法，对外类群矩阵（矩阵 A）进行分支分析，获得分支图（见 Fig. 3）。

对于外类群矩阵来说，最大演化步数为 76 步，最小步数为 26 步，该分支图用了 35 步，比最小步数多了 9 步，说明了该分支图用于反映桦木科植物的属间关系不是最理想的。分支图说明：鹅耳枥属和铁木属为姊妹群，两者合并后得类群 7；虎榛子属和类群 7 为姊妹群，

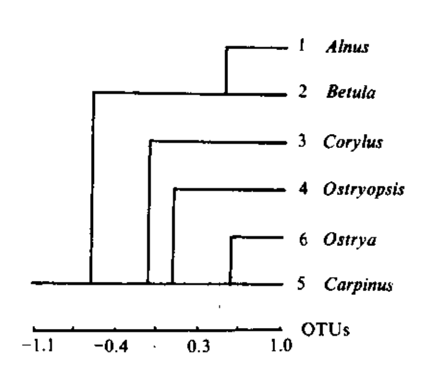


图 2 桦木科植物的表征图（根据 UPGMA 方法）
Fig. 2 Phenogram of the Betulaceae (according to UPGMA method)

Method： UPGMA，

6 + 5	0.6234		
* 7	2	5	*Carpinus*
1 + 2	0.5500		
* 8	2	6	*Ostrya*
4 + 7	0.1819		
* 9	3	4	*Ostryopsis*
3 + 9	-0.0629		
* 10	4	3	*Corylus*
8 + 10	-0.5198		
* 11	6	2	*Betula*
0 + 0	1.0000		
* 12	0	1	*Alnus*

合并后得类群 8；榛属和类群 8 为姊妹群，合并后得类群 9；桦木属和类群 9 为姊妹群，合并后得类群 10；桤木属和类群 10 为姊妹群。同时尚可看出：虎榛子属到类群 7、榛属到类群 8、桦木属到类群 9 的演化步数较多并且几乎是相等的，惟桤木属到类群 10 的演化步数只有两步：桤木属从祖先分化出的时间最早，但所产生的变异最少，几乎保留了祖先的所有性状；桦木属分化的时间次之，但较之祖先产生了较多变异；榛属分化的时间再次之，经历了更多的演化步数，而且在形成之后，产生的进化也是十分显著的。

用最小平行演化法和用最大同步法得到的分支图是一样的。

3. 理想分支图的建立

用最大同步法和最小平行演化法，对分支分析矩阵（矩阵 O）进行程序运算，得到一个相同的分支图（如 Fig. 4)。对于分支分析矩阵来说，KN 值和 CN 值均为 0，性状之间是完全和谐的。该矩阵最大演化步数为 55 步，最小步数为 19 步，上述分支图也只用了 19 步。因此，我们认为以上分支图较好地反映了桦木科植物的属间关系，是理想的分支图。该分支图和由外类群矩阵所得的分支图相比，所表达的分支次序是完全一致的，但在演化步数上产生了很大变化，主要表现在：(1) 虎榛子属到类群 7 的演化步数减少了 3 步；(2) 桦木属和榛属分别从类群 10 和类群 9 分出后的演化步数明显地减少了。

细胞学性状和生态学性状是由于受到外类群的限制而未参加分支分析的性状，但这两类性状都和分支分析的结果不矛盾。桤木属和桦木属的染色体基数为 14，它们是原始类群；虎榛子属和鹅耳枥属、铁木属一样，染色体基数为 8，说明前者和后两者亲缘关系较近，同属于进化类群；榛属的染色体基数为 14，说明它与原始类群的关系比和进化类群的关系要近，因而，传统上只根据外部形态特征将榛属和虎榛子属、鹅耳枥属、铁木属同归于榛族是不甚合理的。由于在桤木属和桦木属都曾发现了染色体基数为 7 的例子，所以 Woodworth (1931) 和 Wanscher (1934) 对桦木科原始的染色体基数的推测 (x=7) 可能是正确的。分支分析的结果也和生态学性状的演化方向一致，表现为芽鳞数目由少到多，出叶期由长到短。这说明桦木科植物可能是由南到北散布的。其它未参加分支分析的性状，如胚胎学性状和化学性状，由于资料不全而无法和分支分析的结果进行比较。

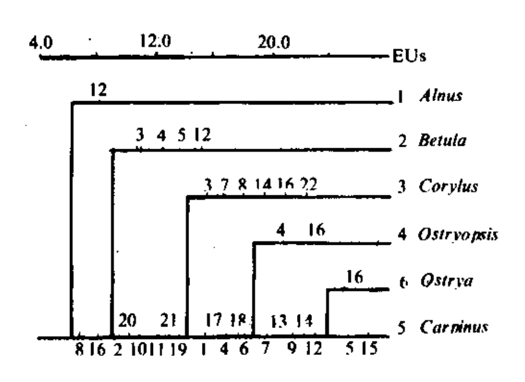


图 3　桦木科植物的分支图（根据外类群分析）
Fig. 3　Cladogram of the Betulaceae based upon the characters according to outgroup analysis

Method：Maximal same step method

Length of cladogram＝ 35

Maximal length＝ 76

Minimal length＝ 26

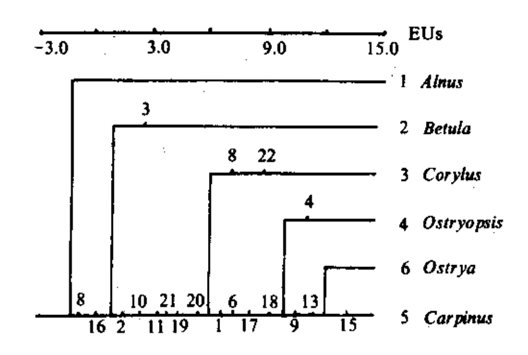


图 4　桦木科植物的理想分支图
Fig. 4　Optimal cladogram of the Betulaceae

Method：Maximal same step method

Length of cladogram＝ 19

Maximal length＝ 55

Minimal length＝ 19

（七）讨论

1. 各属的系统位置

桤木属是从桦木科植物祖先中最早分化出的一个分支，几乎保留了祖先所有的原始性状，如花序上有时雌、雄花共生；小花序由 3 朵花组成；雌、雄小花序的苞片也是桦木科植物中最多的，分别为 7 和 5，雄花有花被；雄蕊的花药药室不分离，花丝不纵裂；在叶子结构方面也很独特，如叶边缘全缘或单齿，气孔器为轮列型，在极区常不加厚。如果桦木科植物是从正型粉类复合群衍生而来，那么桤木属的花粉与该科其它属相比和正型粉有着最直接的关系，如带状加厚，外壁在孔处加厚和具孔室均被认为和正型粉有关。

桦木属和桤木属近缘。表征分类的结果说明两者非常相似，结合水平仅次于鹅耳枥属和铁木属。分支分类的结果说明两者虽有较多的共有特征，但并非姊妹群。桦木属在混合花序，小花序由 3 朵花组成，雄花有花被，果实和木材结构方面与桤木属相同或相似；进化特征有：雌性小花序的苞片 3 个，雄蕊的花药药室分离、花丝分叉，叶边缘具单齿或重齿；另外，桦木属的花粉是桤木属向其它各属进化的中间类型，具有许多过渡特征，如多为 3 孔，个别种类有带状加厚，外壁仍在孔处加厚但孔室已在一些种类中消失。

榛属在桦木科占有特殊的地位，是桦木科植物的原始类群向高级类群演化的中间纽带。表征分类和分支分类的结果都说明，它一方面与其它各属非常隔离，又同时具有桦木科植物原始的和进化的特征，如在混合花序、雄花有花被，花粉外壁内层在孔处加厚、不具孔盖和染色体数目方面与桤木属、桦木属相同或相似；而在小花序不具 3 花，木质部中不具管胞和导管不具螺旋加厚，花粉无带状加厚、不具孔室和无颗粒层等方面与虎榛子属、铁木属和鹅耳枥属相同或相似。此外，榛属还具有一些本身特有的进化特征，说明它从祖先分出后经历了一系列的演化，如雄蕊的花药药室分离，花丝纵裂至基部；果实大型，靠动物传播；种子留土萌发。

虎榛子属在桦木科植物中也是十分独特的。表征分类和由外类群矩阵推导的分支图说

明：从榛属到虎榛子属和从虎榛子属到鹅耳枥属、铁木属之间的演化步数几乎是相等的。但理想分支图显示的结果是：它与铁木属和鹅耳枥属关系较近，而和榛属关系较远。虎榛子属在花序单性，雄花不具花被，花粉具孔盖、外壁内层在孔处不加厚、染色体数目方面与鹅耳枥属和铁木属相同。该属雄性小花序的苞片为1个，是桦木科植物中演化水平最高的。

铁木属和鹅耳枥属为姊妹群，在桦木科植物中演化水平最高。在早期的对于科内属间关系的分析中，Anderson 和 Abbe (1934) 就写到：桦木科属内种间的变异要比属间小得多，而且属与属之间的变异幅度几乎是相等的，只有一个例外，那就是鹅耳枥属和铁木属之间的变异要比桦木属种间的变异还小。表征分类和分支分类的结果也都说明，两属是非常相似的。在木材结构方面，它们的导管均具单穿孔，并且都有侵填体，此外，在花序、花和花粉方面也极其相似。只是在叶表皮形态方面，鹅耳枥属比铁木属更特化，前者气孔器为短平列型，而且有显著发育的双层外拱盖。

2、桦木科的系统排列

从以上我们对桦木科植物的系统发育的讨论中可以看出：桦木科是一个非常自然的类群，科内表现出一个从原始到进化的演化顺序。尽管桦木科植物中的一些类群已经绝灭，造成某些性状的间断，但从整个类群观察，性状的连续和过渡还是十分明显的。根据表征分类，桦木科内表现出四条主要的演化路线，即桤木属和桦木属为一条，榛属为一条，虎榛子属为一条，鹅耳枥属和铁木属为一条；外类群矩阵的分支分析结果，基本上符合了上面的四条演化线，稍为不同之处是桤木属和桦木属并非姊妹群，而具有演化上的先后之别，两者似乎应该是独立发生和演化的；理想分支图说明：虎榛子属与榛属疏远，而与鹅耳枥属和铁木属关系较近，三者应该和榛属相并列，共为一条演化线。另外，桦木属和桤木属虽为不同的分支，但两者均保留了祖先的许多原始性状，桦木属只在为数不多的性状上比桤木属进化，因此，两者应该共为一条演化线和另外两条演化线并列。表征分类和分支分类的结果使我们不得不对桦木科属以上的系统排列作一些修订。根据以上分析，我们认为：将桦木科划分为三个族，既吸收表征分析和分支分析的结果，又保留了进化学派（折衷学派）多年来研究的成果，综合看来，是较为符合当前研究水平来阐述各属间的系统发育关系，这三个族就代表了上述的三条演化线，即桦木族 Betuleae，榛族 Coryleae 和鹅耳枥族 Carpineae。这种划分和作者在"桦木科植物的花粉形态研究"一文中的结论是一致的（陈之端，1991）；而和我们在"桦木科植物叶表皮的研究"一文中的略有不同（陈之端，张志耘，1991），但这并不矛盾，因为虎榛子属是榛属向鹅耳枥属和铁木属演化的中间链环，大部分性状和后二属相似，但在某些性状上和榛属相似，这也正好说明了桦木科植物各属在发生上均有着密切的关系。根据分支分类的结果，我们进一步认为：在族之下设立亚族是必要的。这是因为：尽管鹅耳枥属和铁木属的果苞不同，前者是开放的，后者是封闭的，但对于整个桦木科植物的演化来说，两属十分相似，变异幅度有时比其它属种间的变异还要小，因此，两者作为一个亚族和虎榛子属（亚族）并列是合理的。在桦木族，桤木属和桦木属也应该作为两个亚族处理，以表达亚族之间的平衡。

附录 1 桦木科及其外类群的性状和性状分布

Appendix 1 Characters and their distribution in the Betulaceae and its outgroups

NO.	CHARACTERS	POLARITY	NOT	FAG	QUE	TRI	CAS	CAP	CHR	LIT	ALN	BET	COR	OYP	CAR	OST
1.	inflorescence	bisexual 0 unisexual 1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
2.	cymule (female)	3 florets 0 fewer than 3 florets 1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1
3.	cymule (female)	bracts 7 0 bracts 5 1 bracts 3 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
4.	cymule (male)	bracts 5 0 bracts 3 1 bracts 1 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	1	1
5.	pistillode in male floret	present 0 absent 1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
6.	staminate perianth	present 0 absent 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
7.	ovary three-locular	present 0 absent 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
8.	stamen	anther sacs not separated, filaments not divided longitudinally 0 anther sacs separated, filaments partly divided longitudinally 1 anther sacs separated, filaments completely divided longitudinally 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	1	1
9.	vessel perforation	scalariform 0 simple 1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1
10.	vessel with spiral thickening	present 0 absent 1	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	1	1	1

(Cont.)

NO.	CHARACTERS	POLARITY	NOT	FAG	QUE	TRI	CAS	CAP	CHR	LIT	ALN	BET	COR	OYP	CAR	OST
11.	tracheids	present 0 absent 1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
12.	rays	hetero-cellular 0 homocel-lular 1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
13.	tyloses	absent 0 present 1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1
14.	embedded glands on leaves	present 0 absent 1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
15.	brachypa-racytic stomatal apparatus	absent 0 present 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
16.	leaf teeth	entire /simple 0 simple /compound 1 compound 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	1	2
17.	pollen endexine thickening	presnt 0 absent 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
18.	pollen operculum	absent 0 present 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
19.	pollen arci	present 0 absent 1	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	1	1	1
20.	pollen granular layer	absent 0 present 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
21.	winged nutlets	present 0 absent 1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1
22.	germina-tion of seeds	epigeal 0 hypogeal 1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0

ALN: ALNUS. BET: BETULA. CAP: CASTANOPSIS. CAR: CARPINUS. CAS: CASTANEA. CHR: CHRYSOLEPIS. COR: CORYLUS. FAG: FAGUS. LIT: LITHOCARPUS. NOT: NOTHOFAGACEAE. OST: OSTRYA. OYP: OSTRYOPSIS. QUE: QUERCUS. TRI: TRIGONOBALANUS.

附录 2　用于表征分类的性状状态及其编码（不存在为 0；存在为 1）

Appendix 2　Character states and codings used in phenetic analyses (absent：0；present：1)

1. 混合花序
   bisexual inflorescences
2. 小花序中间花（♀）
   cymule middle flowers（♀）
3. 小花序苞片 7 个（♀）
   cymule bracts 7（♀）
4. 小花序苞片 5 个（♀）
   cymule bracts 5（♀）
5. 小花序苞片 3 个（♀）
   cymule bracts 3（♀）
6. 小花序苞片 5 个（♂）
   cymule bracts 5（♂）
7. 小花序苞片 3 个（♂）
   cymule bract 3（♂）
8. 小花序苞片 1 个（♂）
   cymule bract 1（♂）
9. 小花序初级苞片与二级或三级苞片连合（♀）
   cymule primary bract and secondary (or tertiary) bracts connate（♀）
10. 两性花
    bisexual flower
11. 有花被（♀）
    perianth present（♀）
12. 有花被（♂）
    perianth present（♂）
13. 子房由 3 个心皮组成
    Ovary consisting of 3 carpels
14. 花药药室分离
    anther sacs separated
15. 花丝纵裂
    filaments divided longitudinally
16. 小花序中雌蕊平行
    orientation of the pistil in the tertiary florets parallel
17. 营养叶腋中生花
    florets in axils of foliage leaves present
18. 导管具单穿孔
    vessel perforations simple
19. 同型射线
    rays homocellular
20. 侵填体
    tyloses
21. 纵向皮孔
    lenticel growth vertical
22. 导管间纹孔互生
    vessels with alternate intervascular pitting
23. 导管螺旋加厚
    vessels with spiral thickening
24. 管胞
    tracheids
25. 叠生射线
    aggregate rays
26. 下表皮细胞壁成波浪状
    pattern of anticlinal wall of lower leaf epidermis sinuate
27. 气孔器为轮列型
    type of stomatal apparatus cyclocytic
28. 气孔器为短平列型
    type of stomatal apparatus brachyparacytic
29. 气孔器为双层外缘
    outer stomatal rim double-layered
30. 气孔器保卫细胞极区 T 形加厚
    "T" -pieces at the polar region of guard cell
31. 叶表面盾状腺体
    embedded glands on leaves
32. 冬芽芽鳞少
    winter bud scales fewer
33. 叶表面具柄腺体
    stipitate glands on leaves
34. 出叶期短
    leaf emergence period short
35. 叶边缘为重锯齿
    leaf teeth compound
36. 花粉萌发孔具孔室
    vestibulum of pollen aperture
37. 花粉外壁外层在孔处加厚
    ektexine thickening in the apertural region
38. 花粉外壁内层在孔处加厚
    endexine thickening in the apertural region
39. 花粉外壁柱状层颗粒状
    granular columellae of pollen exine
40. 花粉外壁颗粒层
    granular layer of pollen exine
41. 花粉萌发孔有孔盖
    operculum of pollen aperture
42. 花粉粒 3 孔
    pollen apertures 3
43. 坚果有翅
    winged nutlets
44. 留土萌发
    germination hypogeal
45. 叶或芽具树脂
    resins in leaves or buds
46. 单倍体染色体数为 8
    haploid chromosome number (8)

附录 3　用于表征分类分析的数值矩阵

Appendix 3　Data matrix used in phenetic analyses

CODED CHARACTERS (10, 20, 30, 40)	TAXONOMIC UNITS
1 1 0 1 0 1 0 0 1 1 0 1 1 0 0 0 1 0 1 0 0 0 0 1 1 0 1 0 0 0 1 1 1 0 0 1 1 1 0 0 0 0 1 0 1 0	*ALNUS*
1 1 0 0 1 0 1 0 1 1 0 1 1 1 0 0 1 0 1 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 1 1 0 0 1 1 1 1 0 0 0 1 1 0 1 0	*BETULA*
1 0 0 0 1 0 1 0 0 1 1 1 0 1 1 0 0 0 0 1 0 1 1 0 1 1 0 0 0 1 0 0 1 0 1 0 0 1 1 1 0 1 0 1 0 1	*CORYLUS*
0 0 1 0 0 0 0 1 0 0 1 0 1 1 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 1 1 0 0 0 1 1 0 1 0 1 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 1	*OSTRYOPSIS*
0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 1 0 1 1 1 1 1 1 0 1 1 0 1 1 1 0 0 1 1 1 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 1	*CARPINUS*
0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 1 0 1 1 1 0 1 1 0 0 1 0 0 0 1 0 0 1 1 1 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 1	*OSTRYA*

（待续 To be continued）